第 37 卷第 24 期
2017 年 12 月

生　态　学　报
ACTA ECOLOGICA SINICA

Vol.37,No.24
Dec.,2017

DOI: 10.5846/stxb201611212365
何艳霞, 孔令茜, 陈鹏臻, 苗欣, 尚富德.雄全异株流苏树的花部特征及繁育系统研究.生态学报,2017,37(24):8467-8476.
He Y X, Kong L Q, Chen P Z, Miao X, Shang F D. Floral syndrome and reproductive strategy of an androdioecious species, *Chionanthus retusus* (Oleaceae). Acta Ecologica Sinica,2017,37(24):8467-8476.

雄全异株流苏树的花部特征及繁育系统研究

何艳霞[1], 孔令茜[1], 陈鹏臻[1], 苗　欣[1], 尚富德[1,2,3,*]

1 河南大学生命科学学院,开封　475004
2 植物逆境生物学教育部重点实验室,开封　475004
3 河南省植物逆境生物学重点实验室,开封　475004

摘要:雄全异株是自然界罕见的繁育系统。通过野外观察和人工授粉实验对雄全异株植物流苏树传粉生物学特征及繁育系统进行研究。结果表明:流苏树的雄花与两性花的雄蕊发育过程基本一致,均能产生功能花粉粒。两性花的两个心皮原基愈合分化形成雌蕊,雄花的两个心皮原基愈合后形成一个空室并停止发育至整体退化。雌蕊先熟,柱头可授期长,花粉在花药开裂后具有活力,室温下,活力维持在 10%以上约 2 周。流苏树靠风和昆虫(主要是蓟马和食蚜蝇)传粉。控制授粉 30 d 后,自然对照结实率为 34.36%;两性花不存在无融合生殖现象,自交亲和,但自发自交的结实率仅 10.70%;人工授粉下杂交结实率显著高于自交(同株异花);有性生殖受到传粉者限制;是混合交配系统。证实流苏树是木犀科又一功能性的雄全异株,其依靠雄株增加异交花粉的数量和质量,避免自交衰退;同时两性花的自交亲和保障生殖成功。流苏树雄花的雌蕊退化,从另一个角度证明木犀科的雄全异株是两性株向雌雄异株进化的过渡状态。

关键词:流苏树;雄全异株;开花动态;传粉机制

Floral syndrome and reproductive strategy of an androdioecious species, *Chionanthus retusus* (Oleaceae)

HE Yanxia[1], KONG Lingqian[1], CHEN Pengzhen[1], MIAO Xin[1], SHANG Fude[1,2,3,*]

1 *College of Life Sciences, Henan University, Kaifeng* 475004, *China*
2 *Woe Key Laboratory of Plant Stress Biology, Kaifeng* 475004, *China*
3 *Henan Key Laboratory of Plant Stress Biology, Kaifeng* 475004, *China*

Abstract: Androdioecy is a rare reproductive strategy in plants. Comprehensive studies on the flowering dynamics, pollinators, morphology, and structure of flowers, breeding systems, and controlled pollination were performed in four populations of the Chinese fringe tree, *Chionanthus retusus*. This species is typically androdioecious in morphology, with male and hermaphroditic individuals coexisting in the same population. Results showed that the development of the stamens of male and hermaphrodite flowers was similar, and could produce functional 2-cell pollen grains. Two carpel primordia appeared inside the stamens of males and hermaphrodites at the initial pistil stage. Subsequently, these two carpels fused with each other and differentiated into the ovary and stigma in hermaphroditic flowers. However, in males, a cavity was formed after the fusion of two carpels, and it stopped growing further and eventually degenerated. This species was protogynous, and the stigma was receptive throughout anthesis. Pollen grains were viable after anther dehiscence and the viability was maintained at > 10% for about 2 weeks at room temperature of 20—25℃. *C. retusus* is a wind- and insect-pollinated species, and the main pollinating insects belonged to Thripidae and Syrphidae. The results of controlled experiments 30 days after pollination showed that *C. retusus* could bear fruit under natural conditions with fruit set

基金项目:国家自然科学基金项目(31500572,31270738)
收稿日期:2016-11-21;　　**网络出版日期:**2017-08-15
*通讯作者 Corresponding author.E-mail: fudeshang@ henu.edu.cn

percentage of 34.36%. The hermaphroditic flowers were self-compatible, and the fruit set percentage under autogamy was very low, i.e., only 10.70%. No apomixis was observed. In artificial pollination, the fruit set percentage with cross-pollination (xenogamy with pollen from male or hermaphroditic flower) was significantly higher than that with self-pollination (geitonogamy) ($P < 0.05$). Sexual reproduction of this species was limited by the pollinators. It was demonstrated that *C. retusus* presented a mixed mating system, because it can produce fruit under any type of pollination tested. In terms of functional gamete production from both males and hermaphrodites, *C. retusus* represents a novel case of functional androdioecy in the family Oleaceae. The maintenance mechanism of androdioecy of this species could be as follows: males increase the quantity and quality of pollen, which can avoid inbreeding depression, and the self-compatibility of hermaphrodites might ensure reproductive success. Based on the presence of pistillodes in male flowers, and the results of previous studies, androdioecy might be a transition from hermaphroditism to dioecy in Oleaceae.

Key Words: *Chionanthus retusus*; androdioecy; flowering dynamics; pollination mechanisms

自然界中,植物的性系统在个体和居群水平有雌雄同株、雌雄异株、雄全同株、雌全同株、雄全异株等多种形式[1]。其中,雄全异株最为罕见。形态的雄全异株其繁育本质是雌雄异株[2-5],仅有少数物种被证实是功能的雄全异株[6-11]。

流苏树(*Chionanthus retusus* Lindl. et Paxt),是木犀科(Oleaceae)流苏树属植物,主要分布在中国,日本和朝鲜半岛有少量分布[12]。其有绿化、观赏、入药和制茶等多种价值。随着生境的退化和片断化,野生资源毁坏严重。流苏树在日本被列为红皮书保护物种[13],在中国也被报道面临生存危机[14]。目前,关于流苏树的研究主要侧重栽培应用[15]和药用成分[16-18]等方面,且文献对于流苏树花性别的描述各异:花单性而雌雄异株或两性花[12]、亚雌雄异株[19]、雌雄异株[20]、雄全异株[21-22]等。本研究前期调查显示,流苏树形态上是雄全异株。其传粉生物学方面的研究尚未见报道,它究竟是形态的还是功能的雄全异株亦不明确。本文就其开花动态、花部结构、传粉媒介和繁育系统等方面展开研究,揭示流苏树的传粉机制,探讨其雄全异株的维持策略及演化途径。

1 材料与方法

1.1 研究材料和地点

本实验选取 4 个流苏树居群,分别位于鸡公山保护区、桐柏淮源风景区、郑州绿博园、河南大学校园。其中,前两者为野生居群,后两个是人工引种。各居群的地理位置、气候特征等见表 1。

表 1 研究地点的环境条件

Table 1 Physical environmental factors at the four study population sites

研究地点 Sites	地理坐标 Locus	海拔/m Altitude	植株数(雄性:两性) Number of trees (male : hermaphrodite)	年均气温/℃ Mean annual temperature	年均降雨量/mm Mean annual rainfall	年均日照数/h Mean annual sunlight duration
鸡公山	114°03′36.85″E 31°49′12.23″N	780	48(20:28)	15.2	1118.7	2063.3
桐柏淮源风景区	113°21′01.88″E 32°21′12.27″N	307	59(34:25)	15.0	1149.8	1968.1
郑州绿博园	113°55′42.39″E 34°45′40.55″N	110	38(15:23)	14.2	616.0	2366.0
河南大学校园	114°18′26.50″E 34°49′16.35″N	73	30(13:17)	14.2	631.1	2200.3

1.2 研究方法

1.2.1 开花动态与花的形态结构观察

2014—2016 连续 3 a 对河南大学校园的流苏树跟踪观察,记录其开花动态。盛花期时从各个居群中选雄株和两性株各 3,每株随机选 10 朵完全盛开的花,用游标卡尺分别测量花萼、花瓣、雄蕊和雌蕊等各部分的尺寸。

本研究将流苏树的开花进程分为 5 个时期。花蕾期:花序随叶片展开至花瓣即将展开阶段。将花期:花瓣的螺旋式折叠松开,颜色变浅。始花期:70%的花处于将花期,10%的花盛开。盛花期:70%的花盛开,花药开始散粉。末花期:几乎所有的花完全盛开,90%花药开裂,部分花瓣开始萎蔫、变黄或脱落。

从花芽萌动开始,每天分别取雄株和两性株的花芽(序),用 FAA 液固定,4℃保存。采用常规石蜡切片法制片,铁矾-苏木精染色。必要时进行体视显微镜或扫描电镜拍照。

1.2.2 繁育系统

(1)花粉活力、柱头可授性、花粉量和胚珠比(P/O 值)和杂交指数(OCI)测定

从花蕾期开始,每天中午取 10 朵两性花, 用联苯胺-过氧化氢反应液[联苯胺:过氧化氢:水=4:11:22 (体积比)]检测柱头的可授性。同时,采用离体培养的方法分别检测两性花和雄花花粉在各个时期的活力。

每居群分别选取盛开但花药未开裂的两种花各 30 朵用 FAA 固定,经 NaOH 软化和 KCl 定容,统计单花花粉量,另取 30 朵两性花在解剖镜下统计胚珠数,计算 P/O 值。杂交指数(OCI)参照 Dafni [23] 的方法。

(2) 传粉媒介

盛花期时,分别从各个居群选 6 株花量较多的植株(雄性、两性各 3),连续 2 d 对造访昆虫的访花时间和访花行为进行观察和拍照, 捕捉造访昆虫制成标本后带回请专家鉴定。

以重力玻片法检测花粉在空气中的散布。从郑州绿博园选取 4 棵相对孤立的单株,盛花期时,以树干为中心,从东南西北 4 个方向,距树干 1、2、4、8、16 m 的地方放置涂布凡士林的载玻片。24 h 后回收并统计流苏树花粉粒。

(3) 交配方式

在 4 个居群中选择长势良好的两性株,进行如下几种处理: (1) 不去雄、不套袋, 开放式传粉,挂牌标记为对照;(2)不去雄,套袋,检测自发自花授粉效率;(3)去雄, 人工授同株异花花粉后套袋,检测是否自交亲和;(4)去雄, 人工授异株两性花花粉后套袋,检测两性花花粉受精效率;(5)去雄, 人工授雄花花粉后套袋,检测雄花花粉的受精效率;(6)不去雄,套 100 目的纱网(孔径 150 μm,限制昆虫进入,花粉能随风穿过),检测风传粉效率;(7)去雄,不套袋、不套网、不授粉,检测是否受花粉限制;(8)去雄、不授粉套袋, 检测是否存在无融合生殖现象。每个处理每个居群分别做 20—30 个花序,每个花序仅保留 30 以内的小花数。处理后 10 min, 20 min, 40 min, 1 h, 2 h, 4 h, 8 h, 16 h, 32 h 时分别固定若干雌蕊(卡诺液),8 mol/L NaOH 软化,0.1%脱色苯胺蓝溶液染色,甘油封片,在荧光显微镜下观察花粉粒萌发及花粉管的生长情况。授粉一个月后统计各花序的结实率。花序结实率(%)= 果实数/处理的花数×100%。

1.2.3 数据分析

利用 SPSS 19.0 软件对花的形态特征数据进行两因素方差分析,结实率数据进行反正弦转换后采用 Duncan 法进行多重比较,$P<0.05$ 表示差异显著,用 Excel 进行作图。

2 结果

2.1 流苏树的开花动态及花部特征

流苏树花萼 4 裂,披针形。花冠白色,花冠管长约 3 mm,花瓣裂片 4,长条形(图 1)。剖开花冠管,雄花内部含 2 枚雄蕊(图 1),两性花有 2 枚雄蕊和 1 枚雌蕊(图 1)。观察发现,河南大学校园流苏树于前 1 年 12 月至当年 3 月进行花芽分化,3 月下旬花叶展开。受天气影响,每年的花期有变动。2014 年 3 月 27 日,花蕾与叶展开,4 月 4 日进入将花期,5 日始花期,6—12 日盛花期,期间 8—10 日小雨。2015 年 4 月 1 日花蕾露出幼

叶,随后持续多云小雨;15 日进入将花期,16 日始花期,连续 3 d 小雨;20—23 日盛花期。2016 年 4 月 1 日花蕾外现, 8 日将花期,10 日始花期,12 —14 日盛花期。

对 4 个居群中处于盛花期的雄花与两性花 11 个特征进行比较分析发现,小花直径、花瓣长、花瓣宽、萼片长、萼片宽、花药长和花药宽等特征在居群之间有显著性差异,总体来看,鸡公山和桐柏两个野生居群在多个花部特征上明显数值偏低。在同一居群内部,小花直径、花冠管长和单花花粉存在显著的性别差异,雄株的单花花粉量要显著多于雌株,其他特征在雄花与两性花之间没有显著差异(表 2 和表 3)。

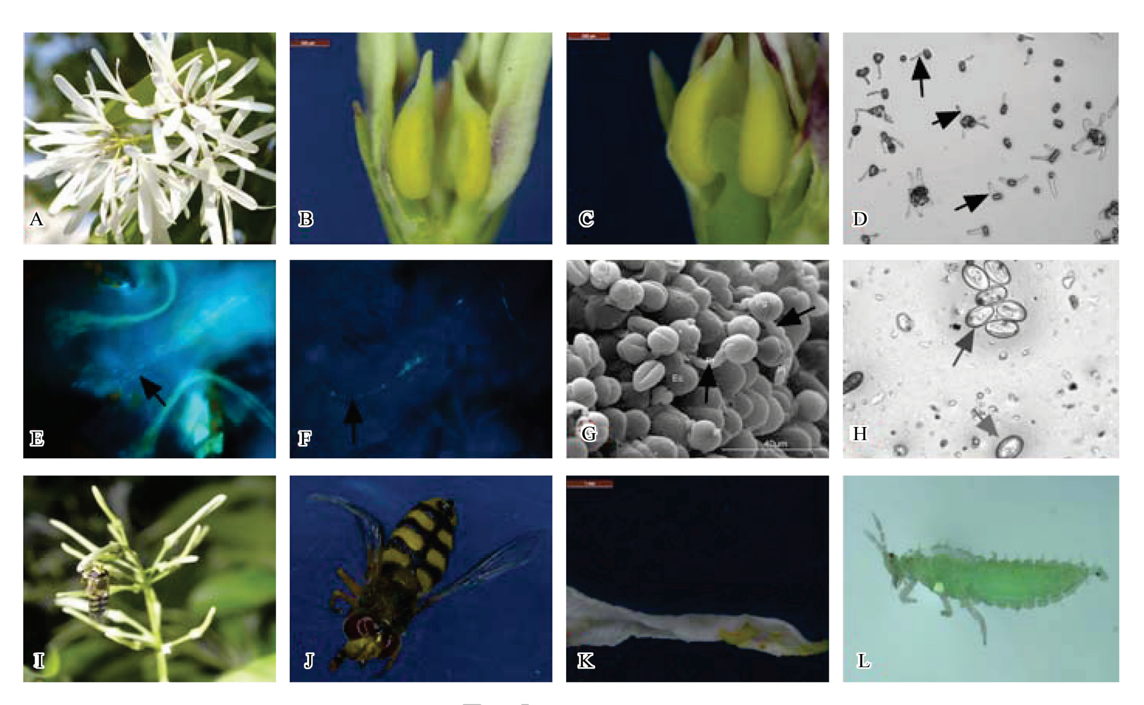


图 1 流苏树花的形态、花粉萌发与传粉昆虫

Fig.1 Morphological characteristics, pollen germination and pollination insects of *Chionanthus retusus*

A.盛花期花序;B.雄花解剖;C.两性花解剖;D.花粉粒离体萌发;E—G.花粉管在柱头上的生长(黑色箭头指示花粉管,E.雄花的花粉粒,F.两性花的花粉粒,G.自然授粉的柱头);H.玻片上的花粉粒(灰色箭头指示);I—L. 传粉昆虫(I—J:食蚜蝇;K—L 蓟马)

表 2 4 个流苏树居群中雄花与两性花形态特征的测量值(平均值±SE)

Table 2 Measurements(Mean ± SE) of floral traits between male and Hermaphrodite flowers in four populations of *Chionanthus retusus*

花各部测量值 Measurements of floral traits	郑州绿博园居群		桐柏淮源风景区居群		鸡公山居群		河南大学校园居群	
	M	H	M	H	M	H	M	H
萼片长 Sepals length/mm	2.35±0.35	2.53±0.28	2.25±0.46	2.47±0.32	2.21±0.6	2.24±0.44	2.60±0.46	2.63±0.45
萼片宽 Sepals width/mm	0.84±0.12	0.84±0.15	0.88±0.14	0.93±0.07	0.71±0.15	0.69±0.15	0.77±0.13	0.84±0.14
小花直径 Flower diameter/mm	27.92±5.83	27.52±4.56	28.98±3.25	27.25±6.01	25.75±6.16	22.73±3.92	31.35±6.88	29.87±3.73
花冠管长 Corolla tube length/mm	2.63±0.39	2.78±0.30	2.37±0.39	2.91±0.36	2.55±0.27	2.82±0.28	2.71±0.32	2.79±0.43
花瓣长 Petals length/mm	20.23±2.94	19.30±2.44	18.19±1.95	117.96±1.87	18.90±2.61	18.62±1.19	19.98±2.37	19.51±1.85
花瓣宽 Petals width/mm	2.25±0.54	2.47±0.46	2.06±0.16	2.15±0.25	2.18±0.32	2.05±0.18	2.86±0.5	2.83±0.37
雄蕊高 Stamen height/mm	2.63±0.29	2.67±0.34	2.65±0.22	2.68±0.29	2.62±0.22	2.67±0.32	2.65±0.25	2.68±0.25
雌蕊高 Pistil height/mm	—	2.59±0.24	—	2.62±0.40	—	2.57±0.44	—	2.61±0.27
花药长 Length of anther/mm	1.59±0.25	1.69±0.197	1.56±0.14	1.55±0.13	1.83±0.25	1.65±0.22	1.72±0.19	1.81±0.31
花药宽 Width of anther/mm	1.13±0.09	1.06±0.12	0.97±0.19	0.74±0.05	1.00±0.12	0.86±0.16	1.17±0.14	1.31±0.16
单花花粉量/个 Number of the pollen grains	90833±7462	40000±2886	94285±6675	50000±5322	107777±1102	45000±2834	88750±6664	60000±7071

M:雄性,Male;H:两性,Hermaphrodite

表 3　不同流苏树居群雄花与两性花不同特征的方差分析结果

Table 3　*F* ratios and significance values after ANOVA on eleven floral traits in four populations of *Chionanthus retusus*

变异来源 Source of variation	小花直径 Flower diameter	萼片长 Sepals length	萼片宽 Sepals width	花瓣长 Petals length	花瓣宽 Petals width	花冠管长 Corolla tube length	单花花粉量 Number of the pollen grain	雄蕊高 Stamen height	花药长 Length of anther	花药宽 Width of anther	雌蕊高 Pistil height
居群 Population	7.745**	5.931**	10.284**	3.907*	24.848**	0.664	0.373	0.06	5.532**	5.954**	0.47
性别 Gender	4.006*	2.383	1.042	1.378	0.522	17.427**	38.005*	0.625	0.012	1.304	—
居群×性别 Population×Gender	0.575	0.566	0.801	2.734	1.394	2.476	2.137	0.006	2.209	1.294	—

* $P<0.05$，** $P<0.01$

2.2　花的解剖学观察

通过扫描电镜和石蜡切片观察，流苏树雄花与两性花的花芽分化初期至雄蕊分化期的发育过程基本一致(图 2)。两种花的雄蕊均正常发育，花药开裂后，产生二细胞花粉粒(图 2)。电镜下可见雄花和两性花的花粉粒都是椭圆形，具 3 个萌发沟，表面为网状纹饰(图 2，两性花粉粒图片未提供)。

在雌蕊分化的过程中，两性花的花药基部内侧生长点逐渐产生两个心皮原基，随后愈合并分化形成具两室的子房，中轴胎座，顶部伸长形成花柱和柱头，最终发育成完整具功能的雌蕊(图 2)。雄花中也有心皮原基的产生，其愈合后于中央形成一个空室并停止发育，最后整体退化(图 2)。

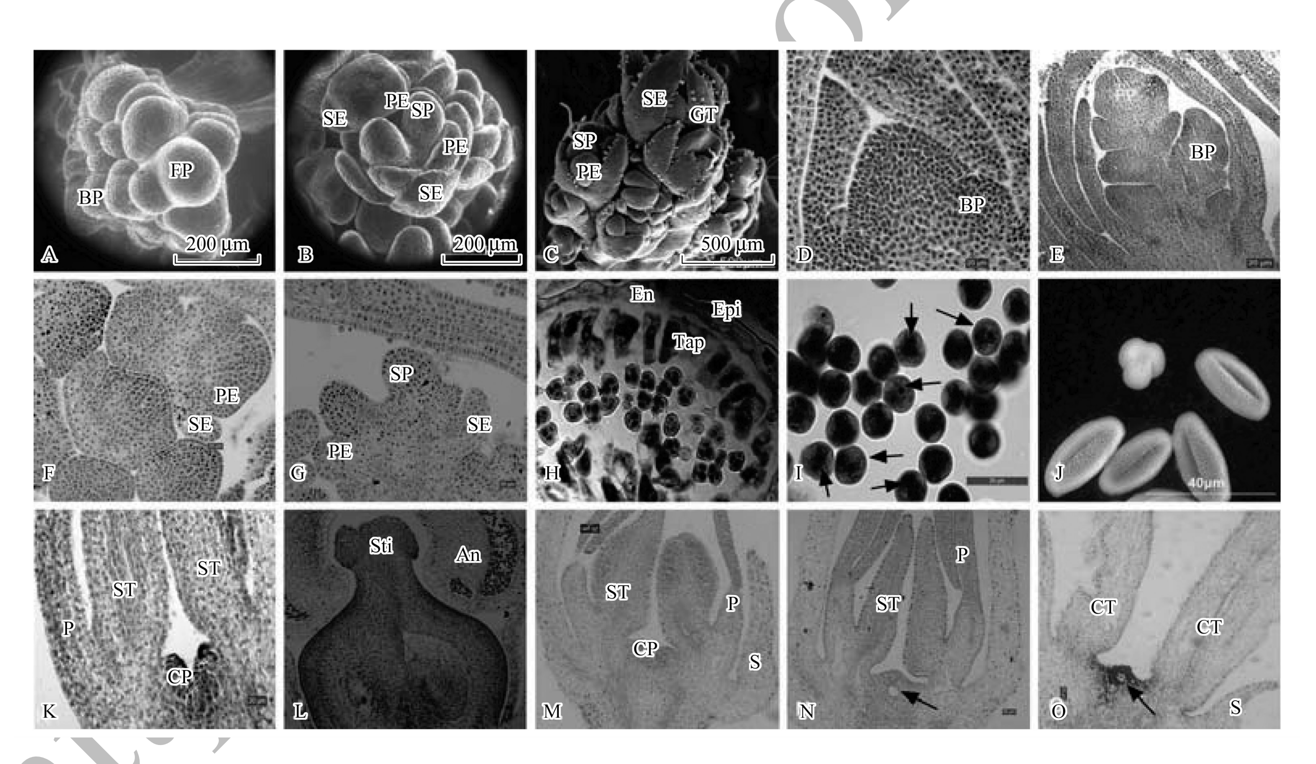


图 2　流苏树雄花与两性花解剖结构图(A—C,J.扫描电镜图；D—N.石蜡切片图)

Fig.2　The structure of the two floral morphs of *Chionanthus retusus* (A—C,J. Scanning electron microscope image; D—N. Paraffin section)

A.枝梗原基分化期；B. 花被分化期；C. 花序初期整体观；D. 枝梗原基分化期；E. 花原基与枝梗原基分化期；F. 花被分化期；G. 雄蕊分化期；H. 四分体时期；I. 二细胞花粉(箭头指示)；J. 花粉粒赤道面和极面观(雄性)；K. 心皮原基分化期（两性花）；L. 成熟两性花；M. 心皮原基分化期(雄花)；N. 心皮原基愈合(雄花，箭头指示空腔)；O. 成熟雄花(箭头指示退化的心皮原基)；BP：枝梗原基，Branch and stem primordium；FP：小花原基，Flower primordium；SE：萼片原基，Sepal primordium；PE：花瓣原基，Petal primordium；SP：雄蕊原基，Stamen primordium；Tap：绒毡层，Tapetum；En：药室内壁，Endothecium；Epi：表皮，Epidermis；P：花瓣，Petal；ST：雄蕊，Stamen；CP：心皮原基，Carpel primordium；Sti：柱头，Stigma；An：花药，Anther；S：萼片，Sepal；CT：花冠管，Corolla tube；GT：腺毛，Glandular trichomes

2.3 繁育系统

2.3.1 花粉活力、柱头可授性、花粉胚珠比(P/O)与杂交指数(OCI)测定

流苏树雄花和两性花的花粉于花药自然开裂后,均能在培养基(10%蔗糖+0.015%硼酸+2%琼脂)上萌发(图 1)。散粉两天内萌发率较高(>80%),随后逐渐减弱,室温放置 2 周左右,萌发率降到 10%以下,视为活力丧失(图 3)。经过方差分析,花粉萌发率在性别间没有差异(P=0.277)。苯胺蓝染色和扫描电镜均能观察到柱头上的花粉管(图 1),雄花与两性花的花粉粒授粉 1 h 后开始萌发,伸长的花粉管从乳头细胞间隙进入花柱,16 h 后花粉管到达胚珠,说明雄花与两性花的花粉都具有雄性功能。联苯胺溶液显示两性花的柱头在将花期有一定的可授性,而此时花粉无活性,说明其为雌蕊先熟。图 3 和表 4 显示出流苏树同一朵花的雌雄配子体可遇期为 3—5 d。流苏树两性花单花的平均花粉量 40000—60000,胚珠数固定为 4,则两性花 P/O 值是 10000—15000;杂交指数 OCI 为 3。

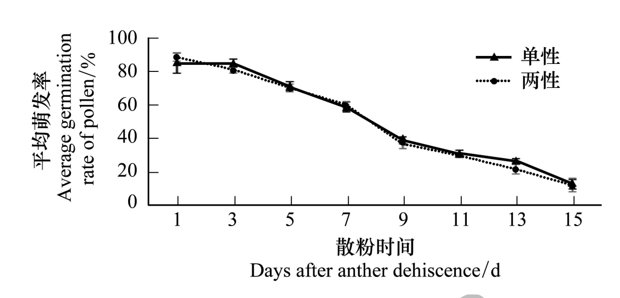


图 3 雄性花粉与两性花粉萌发率比较

Fig.3 Comparison of pollen germination from two gender flowers

表 4 不同时期两性花柱头可授性变化情况

Table 4 Stigma receptivity of perfect flower in different flowering date

开花天数 Time of flowering/d	开放状态 Status of flower	柱头可授性 Stigma receptivity	开花天数 Time of flowering/d	开放状态 Status of flower	柱头可授性 Stigma receptivity
B4 Flowering before 4 d	蕾期	+/-	4 Flowering 4 d	花药开裂	++++
B3 Flowering before 3 d	蕾期	+	5 Flowering 5 d	花药开裂	++++
B2 Flowering before 2 d	蕾期	++	6 Flowering 6 d	末花期	+++
B1 Flowering before 1 d	将花期	++	7 Flowering 7 d	花瓣枯萎或脱落	++
1 Flowering 1 d	始花期	+++	8 Flowering 8 d	花瓣枯萎或脱落	+
2 Flowering 2 d	始花期	+++	9 Flowering 9 d	花瓣枯萎或脱落	+/-
3 Flowering 3 d	盛花期	++++	10 Flowering 10 d	柱头变黑	-

注:++++指柱头可授性极强;+++指柱头可授性较强;++柱头具有一定的可授性,+柱头具有可授性,+/-指部分柱头具有可授性,部分柱头不具有可授性;-指所有柱头都不具有可授性;B4—B1:开花前 4 天到开花前 1 天

2.3.2 传粉媒介

通过重力玻片法检测到空气中有流苏树花粉散布(图 1)。从图 4 可以看出,风能把大量流苏树的花粉传播到 16 m 以外的地方。盛花期时,在晴朗的天气,很少有昆虫长时间地访问流苏树的花,偶有双翅目的食蚜蝇(Syrphidae)(图 1)会触碰花朵,停留时间仅几秒。同时,发现有蓟马(Thripidae)在花冠管内部长时间活动,而且,体视镜下可见蓟马全身布满流苏树的花粉(图 1)。食蚜蝇和蓟马可能是该树主要的传粉昆虫。在控制授粉实验结果中,自然套网与对照及自发自交的结实率均有显著差异,说明风与昆虫在其传粉过程均发挥了重要作用。

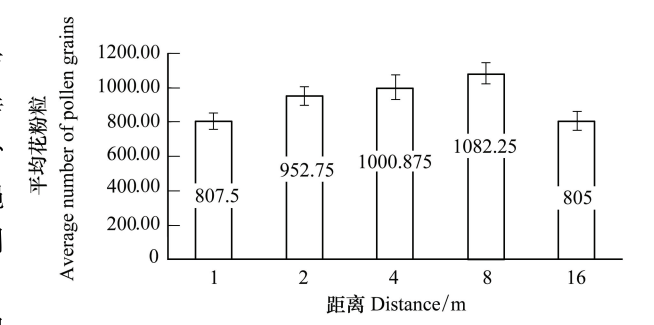


图 4 重力玻片法的花粉粒个数统计

Fig.4 Pollen grain number statistics on slides

2.3.3 人工控制授粉

在人工控制授粉实验中,两性花去雄不授粉套袋后均不能结实,表明流苏树不存在无融合生殖现象。其他处理的结实率经方差分析,各处理间有显著差异(F=374.808,P<0.01)。图 5 显示同株异花授粉与自发自

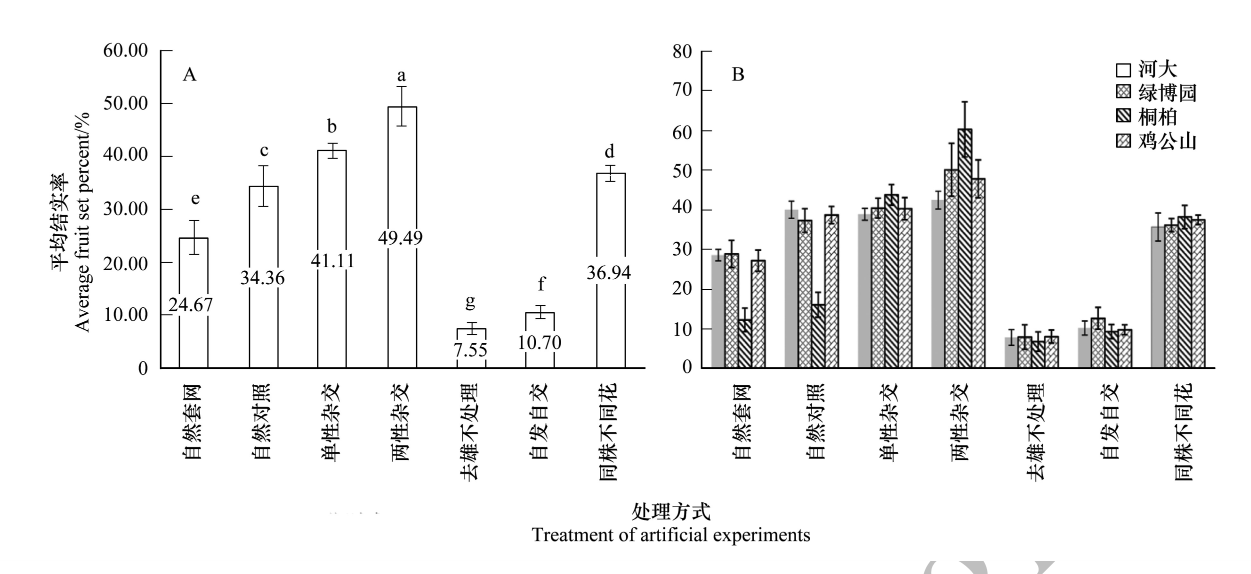


图 5　人工授粉结实率比较

Fig.5　Fruit setting of manipulated pollination with different treatments

A. 不同处理的平均结实率比较,a,b,c,d,e,f,g 表示各个处理间的显著水平,柱子中的数值为各处理的均值结实率; B. 不同处理的地区间结实率比较

交的结实率分别是 36.94%和 10.70%,有显著差异,说明其自交亲和,传粉者对结实率有重要影响。雄株两性株杂交和两性异株杂交的结实率分别是 41.11%和 49.49%,说明流苏树异交亲和,且异交结实率要显著高于自交(同株异花)。对照的结实率(34.36%)显著高于自然套网(24.67%),表明昆虫与风在流苏树的传粉过程中都发挥了重要作用。去雄不处理和自发自交的结实率最低,均显著低于对照;人工授粉的结实率均显著高于对照;显然,在自然授粉的过程中,流苏树受到花粉限制或者传粉者限制造成花粉不足。就 4 个居群分析,桐柏的结实率显著低于其他 3 个居群($F=10.001$, $P<0.01$)。图 5 显示桐柏居群自然套网和自然对照的结实率明显低于其他 3 个居群,去雄不处理和自发自交两个处理中,桐柏的结实率略低于其他居群但并没有显著差异;同时,在 3 个人工授粉的处理中,桐柏居群的结实率均最高。可见,桐柏居群结实率的降低受到传粉媒介的影响。

3　讨论

3.1　流苏树的性系统和传粉机制

通过对多个流苏树居群的调查,发现只存在雄株和两性株,没有文献中提到的“花单性而雌雄异株”的雌株,未发现雌花,亦未发现雄花与两性花同株现象。本调查结果与 Soejima 等[21]、马红[24]及 Song 等[22]的研究报道一致。结合本文控制授粉结果,流苏树的性系统应描述为雄全异株。

诸多研究表明,被子植物性别表型受植株大小和年龄[25-27]、环境[28-29]及遗传等多种因素的影响[30]。作为反映性表达特征的花部特征,不仅受到遗传的控制,同时会受到生境条件的影响[31]。本研究所调查的居群中均同时存在两性株和雄株,且每个个体的性别在 3 a 中没有发生变化,说明流苏树的性表达系统具有相对稳定的遗传基础。流苏树花的萼片、花瓣与花药等特征在 4 个居群间有显著差异,说明受环境的影响较大,该发现 Song 等[22]对韩国 4 个居群的观察是一致的。但是,本研究发现花部特征的性别差异没有 Song 等[22]的结果明显。这种差异可能由实验材料的年龄、居群大小、生境等因素造成的,后续研究应该增加跨区域的比较。

流苏树雄株和两性株的花量和花粉量均较大,萼片上具腺毛结构,这是植物适应风媒和虫媒的特征[32-33]。从测定的 P/O 值看,按照 Cruden[34]标准,流苏树应是专性异交。但 OCI 值显示流苏树的繁育系统却是自交亲和,有时需要传粉者,而这与人工授粉的实验结果一致。这一现象符合 Preston[35]的结论:P/O 不

是评判繁育系统的唯一指标。那么,高的 P/O 值可能是对有效传粉者收集花粉的过程中所造成绝大部分花粉损失的补偿[36]。雄花与两性花中均未观察到蜜腺结构,与 Song 等[22]的报道一致。没有蜜汁为传粉动物提供报酬,因而,在花期内未吸引到大量的传粉昆虫。蓟马繁殖能力极强,可随风力飞行,其隐匿于花中吸食花粉,食蚜蝇捕食蓟马,它们的行为完成被动传粉。人工授粉实验中,桐柏居群自然传粉的 3 个处理(对照、套网和去雄不处理)的结实率显著低于其他居群,但人工传粉处理的结实率在地区间没有差异。显然,自然界的传粉媒介在桐柏居群受到影响。本实验在桐柏居群具体的实施地点位于一个山凹的石崖下,刚好是一个"避风港",鸡公山的实验点在紧邻最高峰的次峰上,基本是一个风口,另两个栽培地都是平原地带,均不避风。可见,风在流苏树的传粉过程中起着重要的作用。空气中有花粉散布, 两性花经套网后结实率比套袋结实率高,比对照的结实率低,且差异显著,说明流苏树为风媒和虫媒混合传粉类型。

流苏树雄花与两性花花粉的形态结构、离体萌发率均无差异,人工授粉均能结实说明雄株与两性株都具有雄性功能,是典型的功能性雄全异株。流苏树自交与异交都亲和,而且异交的结实率显著高于自交。一方面,异交有利于子代产生新的遗传变异,增加物种的遗传多样性,避免自交衰退,更有利于物种的延续;另一方面,流苏树的雌蕊与雄蕊的外部有花冠管的包被,直接接受外来花粉的概率很小,同时花期多雨,传粉者种类单一且活动易受到气温与风速等天气状况的影响,自交亲和在缺少有效传粉者时为其提供一定的生殖保障[37]。当然,流苏树自身的生存策略是杂交还是自交占优势,尚需要"父本分析"数据才能进一步说明,这部分实验是我们下一步正进行的工作。

3.2 流苏树雄全异株的维持与演化

作为一种罕见的繁育系统,雄全异株植物在进化过程中要得以维持,必须是完全杂交或自交率很低,且伴随着很强的自交衰退[38-39]。理论上要求雄全异株群体中雄株的适合度比两性株在授粉上存在 2 倍以上的优势[40-41]。就我们研究的居群来看,流苏树雄株在不同群体中的比例变化较大(39.5%—57.6%),并不符合雄全异株群体中雄株比例低于 0.5 的理论要求,这一现象在木犀科其他的雄全异株物种中同样存在[42-43]。另外,流苏树野生资源破坏非常严重,尤其在种子价格炒至 50—150 元/kg 的情况下,"伐木取种"严重破坏了性别比例。同时我们调查的都是成年流苏树,在人为干扰的情况下,这个数据可能并不能完全反映流苏树自然群体的状况。但是,就单花花粉量来看,流苏树雄株凸显出大的资源优势。

雄全异株与雌雄异株的演化关系已经成为目前研究的焦点[41]。传统观点认为,雌雄异株种群中的雌株突变获得微弱的雄性功能,这种突变体进而得到保留, 即雄全异株起源于雌雄异株[44]。另一种观点认为,雌雄同株(雌雄同花或雌雄同株)种群中产生了雌性不育突变体并得以保留, 即雄全异株来源于两性个体。木犀科植物的雄全异株现象已报道多例,并从不同的角度为第二种观点提供证据[45-46]。分子系统学证实白蜡树雄全异株群体是由两性株向雌雄异株的过渡状态,而且其传粉媒介由虫媒向风媒传粉进化[47]。本研究比较了流苏树雄株和两性株花芽分化过程,两性花的雌蕊发育正常,而雄花的雌蕊在发育早期有心皮原基的产生,随后愈合形成一个空腔并最终退化。显然,流苏树的雄花存在雌蕊退化的痕迹。同时,本研究结果表明,流苏树是由昆虫和风共同传粉,结合 Wallander[47]的结论,流苏树的雄全异株同样也是由两性株群体向雌雄异株群体进化的过渡类型。

参考文献(References):

[1] Dellaporta S L, Calderon-Urrea A. Sex determination in flowering plants. Plant Cell, 1993, 5(10): 1241-1251.

[2] Anderson G J, Symon D E. Functional dioecy and andromonoecy in solanum. Evolution, 1989, 43(1): 204-219.

[3] Schlessman M A, Lowry P P, Lloyd D G. Functional dioecism in the New Caledonian Endemic Polyscias pancheri (Araliaceae). Biotropica, 1990, 22(2): 133-139.

[4] Cane J H. Reproductive role of sterile pollen in Saurauia (Actinidiaceae), a cryptically dioecious Neotropical tree. Biotropica, 1993, 25(4): 493-495.

[5] Ishida K, Hiura T. Pollen fertility and flowering phenology in an androdioecious tree, *Fraxinus lanuginosa* (Oleaceae), in Hokkaido, Japan.

International Journal of Plant Sciences, 1998, 159(6): 941-947.

[6] Liston A, Rieseberg L H, Elias T S. Functional androdioecy in the flowering plant *Datisca glomerata*. Nature, 1990, 343(6259): 641-642.

[7] Akimoto J, Fukuhara T, Kikuzawa K. Sex ratios and genetic variation in a functionally androdioecious species, Schizopepon bryoniaefolius (Cucurbitaceae). American Journal of Botany, 1999, 86(6): 880-886.

[8] Vassiliadis C, Saumitou-Laprade P, Lepart J, Viard F. High male reproductive success of hermaphrodites in the androdioecious Phillyrea angustifolia. Evolution, 2002, 56(7): 1362-1373.

[9] Nishide M, Saito K, Kato H, Sugawara T. Functional androdioecy in Morinda umbellata subsp. boninensis (Rubiaceae), endemic to the Bonin (Ogasawara) Islands. Apg Acta Phytotaxonomica Et Geobotanica, 2009, 60(2): 61-70.

[10] Choudhury B I, Khan M L, Dayanandan S. Functional androdioecy in critically endangered *Gymnocladus assamicus* (Leguminosae) in the Eastern Himalayan Region of Northeast India. PLoS One, 2014, 9(2): e87287.

[11] Zhou X J, Ma L, Liu W Z. Functional androdioecy in the rare endemic tree *Tapiscia sinensis*. Botanical Journal of the Linnean Society, 2016, 180(4): 504-514.

[12] 张美珍, 邱莲卿. 中国植物志. 北京: 科学出版社, 1992.

[13] Saeki I. Application of aerial survey for detecting a rare maple species and endangered wetland ecosystems. Forest Ecology and Management, 2005, 216(1/3): 283-294.

[14] 冯永峰. 流苏树面临生存危机. 光明日报, 2013-04-03.

[15] 刘迎彩, 陈娟, 孙开理, 刘世东, 齐晓青. 流苏树播种育苗技术. 现代农业科技, 2012, (13): 181-181, 183-183.

[16] 邓瑞雪, 张创峰, 刘普, 段文录, 尹卫平. 流苏花黄酮类化学成分的分离鉴定. 食品科学, 2014, 35(1): 74-78.

[17] Kwak J H, Kang M W, Roh J H, Choi S U, Zee O P. Cytotoxic phenolic compounds from *Chionanthus retusus*. Archives of Pharmacal Research, 2009, 32(12): 1681-1687.

[18] Choi K S, Kim Y H, Kim S O, Shin K O, Chung K H. Effect of intake of sponge gourd (*Luffa cylindrica*) seed oil and *Yukdomok* (*Chionanthus retusa* L.) seed oil on lipid levels of blood and organs of a mice. Food Science and Biotechnology, 2013, 22(3): 757-763.

[19] Arias R S, Techen N, Rinehart T A, Olsen R T, Kirkbride J H, Scheffler B E. Development of Simple Sequence Repeat Markers for Chionanthus Retusus (Oleaceae) and Effective Discrimination of Closely Related Taxa. Hortscience, 2011, 46(1): 23-29.

[20] Chien C T, Kuo-Huang L L, Shen Y C, Zhang R C, Chen S Y, Yang J C, Pharis R P. Storage behavior of *Chionanthus retusus* seed and asynchronous development of the radicle and shoot apex during germination in relation to germination inhibitors, including abscisic acid and four phenolic glucosides. Plant and Cell Physiology, 2004, 45(9): 1158-1167.

[21] Soejima A, Maki M, Ueda K. Genetic variation in relic and isolated populations of *Chionanthus retusus* (Oleaceae) of Tsushima Island and the Tôno region, Japan. Genes & Genetic Systems, 1998, 73(1): 29-37.

[22] Song J H, Oak M K, Hong S P. Morphological traits in an androdioecious species, *Chionanthus retusus* (Oleaceae). Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants, 2016, 223: 129-137.

[23] Dafni A. Pollination ecology: A Practical Approach. OXford: Oxford University Press, 1993.

[24] 马红. 流苏开花及种苗特性的研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2007.

[25] Barrett S C H, Case A L, Peters G B. Gender modification and resource allocation in subdioecious *Wurmbea dioica* (Colchicaceae). Journal of Ecology, 1998, 87(1): 123-137.

[26] Lloyd D G, Webb C J. Secondary sex characters in plants. The Botanical Review, 1977, 43(2): 177-216.

[27] Shea M M, Dixon P M, Sharitz R R. Size differences, sex ratio, and spatial distribution of male and female water tupelo, Nyssa aquatica (Nyssaceae). American Journal of Botany, 1993, 80(1): 26-30.

[28] El-Keblawy A, Freeman D C. Spatial segregation by gender of the subdioecious shrub *Thymelaea hirsuta* in the Egyptian Desert. International Journal of Plant Sciences, 1999, 160(2): 341-350.

[29] Delph L F, Wolf D E. Evolutionary consequences of gender plasticity in genetically dimorphic breeding systems. New Phytologist, 2005, 166(1): 119-128.

[30] Pannell J. Mixed genetic and environmental sex determination in an androdioecious population of *Mercurialis annua*. Heredity, 1997, 78(1): 50-56.

[31] Walsh D. Sex lability discovered in *Atriplex vesicaria* Heward ex Benth. (Chenopodiaceae). Journal of Arid Environments, 2005, 60(2): 201-210.

[32] Willson M F. Sexual selection in plants. The American Naturalist, 1979, 113(6): 777-790.

[33] Wyatt R. Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems//Read L, ed. Pollination Biology. Orlando: Academic Press. 1983.

[34] Cruden R W. Pollen-Ovule Ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. Evolution, 1977, 31(1): 32-46.

[35] Preston R E. Pollen-ovule ratios in the Cruciferae. American Journal of Botany, 1986, 73(12): 1732-1740.

[36] Pellmyr O. Pollination ecology of Cimicifuga arizonica (Ranunculaceae). Botanical Gazette, 1985, 146(5): 404-412.

[37] Fausto J A Jr, Eckhart V M, Geber M A. Reproductive assurance and the evolutionary ecology of self-pollination in Clarkia xantiana (Onagraceae). American Journal of Botany, 2001, 88(10): 1794-1800.

[38] Charlesworth D. Androdioecy and the evolution of dioecy. Biological Journal of the Linnean Society, 1984, 22(4): 333-348.

[39] Bawa K S, Beach J H. Evolution of sexual systems in flowering plants. Annals of the Missouri Botanical Garden, 1981, 68(2): 254-274.

[40] Fritsch P, Rieseberg L H. High outcrossing rates maintain male and hermaphrodite individuals in populations of the flowering plant *Datisca glomerata*. Nature, 1992, 359(6396): 633-636.

[41] Pannell J R. The evolution and maintenance of androdioecy. Annual Review of Ecology and Systematics, 2002, 33(1): 397-425.

[42] Lepart J, Dommée B. Is *Phillyrea angustifolia* L. (Oleaceae) an androdioecious species? Botanical Journal of the Linnean Society, 1992, 108(4): 375-387.

[43] Dommée B, Geslot A, Thompson J D, Reille M, Denelle N. Androdioecy in the entomophilous tree *Fraxinus ornus* (oleaceae). New Phytologist, 1999, 143(2): 419-426.

[44] Ross M D. Five evolutionary pathways to subdioecy. The American Naturalist, 1982, 119(3): 297-318.

[45] Wallander E, Albert V A. Phylogeny and classification of Oleaceae based on rps16 and trnL-F sequence data. American Journal of Botany, 2000, 87(12): 1827-1841.

[46] Xu Y C, Zhou L H, Hu S Q, Hao R M, Huang C J, Zhao H B. The differentiation and development of pistils of hermaphrodites and pistillodes of males in androdioecious *Osmanthus fragrans* L. and implications for the evolution to androdioecy. Plant Systematics and Evolution, 2014, 300(5): 843-849.

[47] Wallander E. Systematics of *Fraxinus* (Oleaceae) and evolution of dioecy. Plant Systematics and Evolution, 2008, 273(1/2): 25-49.